动 物 学 研 究 1999, Jun. 20 (3): 196~200 CN 53-1040/Q ISSN 0254-5853
Zoological Research

峨眉山藏猕猴雄-婴社会行为的补充观察*

崔清华 赵其昆①
(中科院昆明动物研究所 昆明 650223 E-mail: zhaoqk@mail.kiz.ac.cn)

摘 要 藏猕猴(*Macaca thibetana*)雄-婴行为的补充数据收集于1997年1~9月,覆盖了整个出生季节和半个交配季节。分别用1分钟点取样和5分钟事件取样收集雄婴照料(怀抱+接近)和雄-婴-雄三边作用(triad)的数据。焦点动物为两个猴群中的8个婴儿。数据处理结果表明:①雄-婴照料集中在4.5~18周龄,而20周龄内的婴儿平均有7.9%的时间受到雄性照料(雄9.6%,雌5.6%);②雄性婴儿较雌性接受的照料偏多,但同性个体间无差异;③雄性照料的强度随行为者社会等级的升高而增大;④婴儿介人triad的频次与其接受照料的强度正相关。考虑到藏猕猴繁殖单位中非优势雄猴的交配机会极少,结果③、④支持了先前关于性/亲选择介人了藏猕猴雄-婴行为进化的结论。然而,因为结果②不支持严格的"父-子"照料假设,这种介人只具有模糊的统计学意义。

关键词 藏猕猴,雄-婴照料,雄-婴-雄三边作用,亲选择,性选择 社会行为
中图分类号 Q959.848

由于适应辐射的方向不同(Eisenberg 等,1972),新大陆灵长类常见的高强度雄-婴照料行为[intensive male-infant caretaking (IMC); Whitten, 1987]在旧大陆灵长类中只见于多配制的北非猕猴(*Macaca sylvanus*; Whitten, 1987)和单配制的苏门答腊合趾猿(*Hylobates syndactylus*; Chivers, 1974; Whitten, 1987)。此外,多配制的峨眉山藏猕猴(*M. thibetana*)1岁以内的所有婴儿都处在成年雄性的严密监护之中(Zhao 等,1988),23周龄内有7.3%的时间受到成年雄性的有形照料(怀抱、接触和0.5 m内的接近)(邓紫云等,1996),是旧大陆猴IMC的第3个例子。

有趣的是,两种有IMC的猕猴都有以婴儿为媒介的雄-雄三边作用(triad)。对北非猕猴而言,Deag (1980)认为triad有"对抗缓冲"(agonistic buffering)功能,而Taub (1980a)则强调它是照料的一种表达方式。Ogawa (1995)发现黄山藏猕猴雄-婴照料有倾向性,受照料多的婴儿在triad中被使用的频次也高。Zhao (1996)在多因素定量分析的基础上提出,不同形式的3种triad可以安排在一个从被动"对抗缓冲"到主动"空间粘合"的功能连续谱上,并进而初步论证了triad是IMC的副产物。

鉴于北非猕猴发情雌性每天要与群内差不多所有雄性交配(Taub, 1980b),其子女的父亲确认程度极低,故其IMC很难用亲选择(Hamilton, 1964)和性选择(Trivers, 1972)理论来解释。藏猕猴的优势雄猴则控制着它视野里的所有发情雌猴(Zhao, 1993),婴儿的父亲确认程度较高,不能排除性/亲选择介人其IMC的可能性。事实上,triad作为一种雄性繁殖策略的属性已得到初步论证(Zhao, 1996)。

鉴于藏猕猴IMC和triad的发现在行为进化理论建设上的重要性,本文拟:①重复收集雄-婴照料数据,以确定该行为的稳定性,并补充其发生时程细节;②补充照料和triad在各婴儿和不同社会等级雄猴之间的分布数据,以进一步揭示性/亲选择介人雄-婴行为的方式和程度,以及IMC和triad的关系。

1 材料与方法

1.1 研究地点

研究地点位于峨眉山东北坡的1 700~2 300 m

* 中国科学院资源与环境保护局重大项目专题(KZ951-A1-104)资助
①通讯作者
本文1998-08-31收到,1999-01-28修回

海拔地段(103°21′E,29°33′N)。该地段属温带气候类型：一年中至少有3.5个月为冰雪覆盖，而2 070 m处1月份平均温度为－1.3℃(Zhao等,1989)。

1.2　观察时间

野外数据收集于1997年1～9月，覆盖了整个出生季节和前半个交配季节。

1.3　观察对象

因该种群的野外工作已中断5年之久，原来的猴群编号已难于识别，故重新命名。3个研究群体分别定名为S、X、Y。它们的群大小分别为32、29、31；成年性比(M/F)分别为3/9、3/7、3/6。成年雄性的识别是基于它们明显的外部形态特征；其社会等级由取食顺序和时有发生的"进－退"易位决定。各群的3个雄猴都按其社会等级、以递降顺序编码为M1、M2、M3。3个M1均为"年轻成年"(Zhao, 1993)。婴猴用染色标记；8个婴猴的出生日期见表1。

表1　峨眉山藏猕猴雄－婴照料补充观察的焦点婴猴出生日期及1′点取样数

Table 1　The birth date and sample size of infants as focal animals in male-infant caretaking in groups X and Y, Tibetan macaques at Mt. Emei

婴猴 (infant)	出生日期 (birth date)	样本数 (sample size)
m1X	02－28	4200
m2X	02－28	4160
f1X	04－02	4290
f2X	04－12	4200
fY	02－12	4240
m6Y	02－14	4170
m4Y	03－01	4200
m2Y	03－09	4260

表2　峨眉山藏猕猴X－和Y－群婴猴接受各雄猴照料的时间百分数

Table 2　The percent of infant's time caretaken by each male in groups X and Y in Tibetan macaques at Mt. Emei

婴儿 (infant)	接受雄猴照料的时间百分比 (percent of infant's time caretaken by males)			
	M1	M2	M3	$\overline{X}=SD$ (n)
f1X	4.3	1.3	0.5	1.8±1.3 (9)
f2X	3.7	1.5	1.0	
fY	1.7	1.6	0.5	
m1X	4.5	3.2	1.9	3.2±1.3 (15)
m2X	5.6	3.1	1.4	
m2Y	3.2	3.0	4.3	
m4Y	3.1	2.4	2.1	
m6Y	5.9	2.9	2.0	
平均 (average)	4.0	2.4	1.7	

1.4　行为定义

怀抱 (in lap)：雄猴搂抱婴猴于怀中，二者处于腹－腹接触或腹－背接触状态。

接近 (in proximity)：婴猴在雄猴伸手可及之处 (0.5 m以内)，或有"怀抱"以外的身体接触。这是先前 (邓紫云等，1996) "接近"和"接触"两项的合并，亦属状态行为。

雄－婴－雄三边作用 (triad)：两个成年雄性以婴猴为媒介发生的一系列夸张、刻板的相互作用。其中间相为一个雄性抓住婴猴肩部，另一雄性抓住婴猴后肢，使其倒置，进而以口、舌触弄婴猴阴部。婴猴表现兴奋；成年雄性露齿动颌 (chatter)，发出独特的颤声。Triad包括3种基本类型：一个雄猴怀抱婴猴接近高位个体控制的取食地点，或在其他地点不再回避高位雄猴；怀抱婴猴接近另一雄猴；一雄猴只身接近另一怀抱婴猴的雄猴 (Zhao, 1996)。

1.5　取样方法

遵从个体和周龄均衡原则，选取焦点婴猴。5分钟事件取样记录介入triad的两只雄猴和婴猴代码；其间插入5个1分钟点取样，记录怀抱、接近两种状态的有无 (表1)。每个5分钟结束，变更焦点婴猴。8个焦点婴猴每周各取样约3.5 h。

1.6　数据处理

缺失的数据，如X群m2第13周龄和Y群m6第14周龄失踪留下的记录空白，以前后两周的平均数代表。

状态行为持续时间占取样时间的百分比 $Px=n/N\times100$。其中，n 为 N 次点取样中记录到行为 x 的次数(Kumar等,1981)。

2　结　果

2.1　照料行为 (怀抱＋接近行为)

20周龄内X、Y两群中婴猴平均有7.9%的时间接受雄性照料。同性婴猴接受的照料无群间差异 (m: $t=0.36, P>0.05$; f: $t=1.37, P>0.05$)。雄婴接受3雄猴照料的平均时间为9.6%("怀抱"＝7.4%,"接近"＝2.2%)；雌婴为5.6%("怀抱"3.6%,"接近"2.0%)。前者显著多于后者($t=-2.76, P<0.05$)。雄婴接受的照料平均始于4.6周，较雌婴晚0.3周；结束于20周，较雌婴晚4.7周；雄婴受照料的峰值强度也较高(图1,2)。

按婴儿接受照料的时间百分比计算(表2)，雄－婴照料强度随雄猴社会等级的降低而下降(ANO-

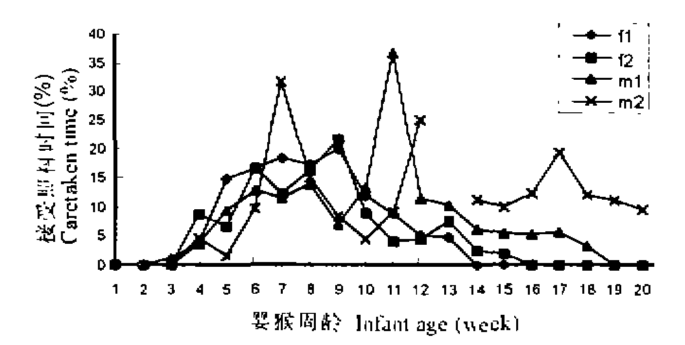


图 1　峨眉山藏猕猴 X－群婴猴接受雄性照料的强度及进程

Fig. 1　Caretaken intensity and time of infants by adult males in group X

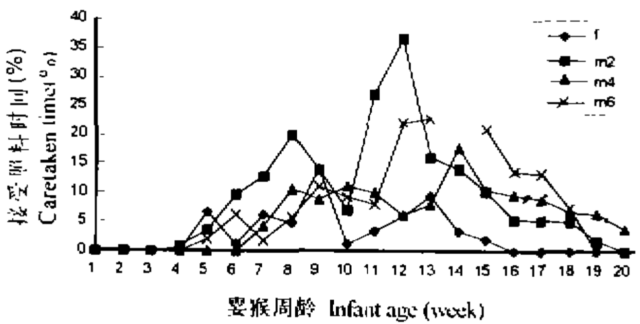


图 2　峨眉山藏猕猴 Y－群婴猴接受雄性照料的强度及进程

Fig. 2　Caretaken intensity and time of infants by adult males in group Y

表 3　峨眉山藏猕猴 X－和 Y－群的雄－婴－雄三边作用中，婴猴和成年雄猴对的搭配频次

Table 3　Infants in male-infant-male interactions made by different males in groups X and Y of Tibetan macaques at Mt. Emei

婴儿 (infants)	成年雄猴（位级和）[adult males (rank-sum)] M1-M2 (3)	M1-M3 (4)	M2-M3 (5)	$\bar{X}\pm SD$ (n)
f1X	1	0	0	1.1±1.2 (9)
f2X	1	0	1	
fY	3	3	1	
m1X	7	2	1	4.5±3.1 (15)
m2X	7	4	2	
m2Y	8	5	2	
m4Y	5	3	1	
m6Y	12	6	3	
合计 (sum)	44	23	11	

表 4　峨眉山藏猕猴 X－和 Y－群 20 周龄内婴儿接受雄猴照料的强度和介入 triad 的频次

Table 4　The caretaken time of, and the number of triads involved by infants in groups X and Y, Tibetan macaques at Mt. Emei

婴儿 (infant)	f1X	f2X	fY	m1X	m2X	m2Y	m4Y	m6Y
接受照料时间（%）[caretaken time (%)]	6.6	6.3	3.8	9.6	10.1	10.5	7.6	10.8
介入 triad 的频次 (No. of triads involved)	1	2	7	10	13	15	9	21

VA: F ratio＝8.78, $P<0.01$)；雄性婴儿接受的照料比雌性婴儿多($t=2.55, P<0.01$)，但两性婴儿内部无差异(ANOVA：雄，F ratio＝0.21, $P>0.05$；雌，F ratio＝0.24, $P>0.05$)。

S群 M1 和 M2 在迁出前（婴猴 2～9 周龄）没有怀抱且很少接近婴猴。M3 接近婴猴较多，5 月 26～28 日（M1 和 M2 已迁出）一直怀抱一受伤婴儿直到它死亡。6 月中旬相继有两个年轻成年雄性迁入，其中一个表现少量照料行为。

2.2　雄－婴－雄三边作用（triad）

事件取样共记录到 triad 88 次(表 3)。Triad 在不同雄性对之间的分布和二者的位级和呈负相关：当位级和为 3,4,5 时，对应的 triad 发生频次分别为 44,23,11。另一方面，雄性婴儿介入 triad 的频次也多于雌性婴儿($t=-3.19, P<0.01$)。

2.3　照料和 Triad 之间的关系

对 X、Y 群的 6 个成年雄性而言，婴儿接受照料的时间百分比和它们在 triad 中出现的频次呈正相关（$R=0.77$, $P<0.05$）（表 4）。

3　讨　论

这里报道的 20 周龄内婴猴受雄性照料的时间百分比（7.9%）略大于邓紫云等（1996）观察到的 23 周龄内的数值（7.3%）。鉴于 20 周龄后多数婴猴接受的照料已为“0”或接近“0”，外延 3 周，势必得到较低的平均值，因而两次观察结果一致，说明这些“有形照料”在该种群中是一种稳定的行为成分。除有形照料外，1 岁以内的婴猴都处于成年雄性，主要是 α－雄猴的严密监护或“无形照料”之中。后者是在我们 1986 年为该年龄类别称重时发现的：接近称重设备的婴儿无例外地要被监护者赶跑，就像要把它们逐离“陷阱”（Zhao 等，1988）。如果把本文报道的有形照料和这种无形照料合并，雄－婴照料将覆盖母－婴照料（Deng 等，1991）以外的大部分时间，如果不是全部的话。这样，两性婴儿间 4% 的雄性照料时间差异的意义也

就不大了。这些数据，是所有关于 IMC 进化问题讨论的基础。

藏猕猴雄－婴照料的强度和行为者的社会地位正相关，而该种雄性的交配机会是等级依赖的(Zhao，1993)。如此，雄－婴照料的进化受性/亲选择作用的论点得到了强化。然而，由于照料强度在同性婴儿个体间的分布无差异，照料的针对性只具有一种模糊的统计意义。

S群中新迁入的成年雄性也有照料行为，则很可能是行为者用婴儿作“护身符”、以减少受攻击的风险，或是“讨好”婴儿母亲的一种动作。实际上，这也是转移过程中的雄猴所使用的一种策略(个案16，Zhao，1994b)。要迁出的个体，即使是α－雄猴，也很少照料婴猴、则从反面支持了关于该行为有繁殖策略成分的观点。

从婴儿方面看，接受照料的时间百分比和它们介入 triad 的频次呈正相关；从雄猴方面看，参与照料多的雄猴（高位者）介入 triad 的频次也多。这组观察为“triad 是 IMC 副产物”的假说提供了新的支持。加上先前关于“triad 也是雄性繁殖策略之一”的论证材料（Zhao，1996），可以说，triad 的行为学内涵已基本澄清。因为黄山藏猕猴的 triad 也有相似的属性（Ogawa，1995），上述涉及动物最大限度地利用“社会资源”扩大自己“达尔文适合度”的观察结果，显然有一定的普遍意义。

致 谢 峨眉山管理委员会和先峰寺等寺院在多年野外工作期间给予了力所能及的协助，谨致谢忱。

参 考 文 献

邓紫云，赵其昆，1996. 藏猴替代父母行为. 人类学学报，**15**：159～165.［Deng Z-Y, Zhao Q-K, 1996. Alloparenting for newborns of *Macaca thibetana*, *Acta Anthropol. Sinica*, **15**：159－165.］

赵其昆，1999. 灵长类社会行为的生态选择. 动物学研究，**20**：(2)137－145.［Zhao Q-K, 1999. Ecological selection of primate social behavior. *Zoological Research*, **20**(2)：137－145.］

Chivers D J, 1974. The siamang in Malaya. *Contrib. Primatol*. Basel：S Karger. vol 4.

Deag J M, 1980. Interactions between males and unweaned Barbary macaques：Testing the agonistic buffering hypothesis. *Behaviour*, **75**：54－81.

Deng Z-Y, Zhao Q-K, 1991. Early mother-infant relationships of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Primates*, **32**：197－205.

Eisenberg J F, Muckenhirn N A, Rudran R, 1972. The relation between ecology and social structure in primates. *Science*, **167**：863－874.

Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior. *J. Theoret. Biol.*, **7**：1－51.

Kumar A, Kurup G U, 1981. Infant development in the lion-tailed macaque, *Macaca silenus* (Linnaeus)：The first eight weeks. *Primates*, **24**：512－522.

McKenna J J, 1987. Parental supplements and surrogates among primates：Cross-species and cross-cultural comparisons. In：Lancaster J *et al* (eds). Parenting across the life span；Biosocial dimensions. New York：Aldine De Gruyter. 143－184.

Ogawa H, 1995. Recogonation of social relationships in bridging behavior among Tibetana macaques (*Macaca thibetana*). *Am. J. Primatol.*, **35**：305－310.

Taub D M, 1980a. Testing the "agonistic buffering" hypothesis. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **6**：187－197.

Taub D M, 1980b. Female choices and mating strategies among wild Barbary macaques (*Macaca sylvanus L.*). In：Lindburg D G (ed). Macaques. New York：Van Nostrand Reinhold. 287－344.

Trivers R L, 1972. Parental investment and sexual selection. In：Campell B (ed.). Sexual selection and the descent of man, 1871－1971. Chicago：Aldine. 136－179.

Whitten P L, 1987. Infants and adult males. In：Smuts B *et al* (eds). Primate sociaties. Chicago：University of Chicago Press. 343－357.

Zhao Q-K, 1993. Sexual behavior of Tibetan macaques at Mt. Emei, China. *Primates*, **34**：431－444.

Zhao Q-K, 1994a. Seasonal change in body weight of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Am. J. Primatol.*, **32**：223－226.

Zhao Q-K, 1994b. Mating competition and intergroup transfer of males in Tibetan macaques (*Macaca thibetana*) at Mt. Emei, China. *Primates*, **35**：57－68.

Zhao Q-K, 1996. Male-infant-male interactions in Tibetan macaques. *Primates*, **37**：135－143.

Zhao Q-K, Deng Z-Y, 1988. *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China：I. A cross-sectional study of growth and development. *Am. J. Primatol.*, **16**：251－260.

Zhao Q-K, Xu J-M, Deng Z-Y, 1989. Climate, vegetation and topography of the slope habitat of *Macaca thibetana* at Mt. Emei, China. *Zoological Research*（动物学研究），**10**(sup.)：91－100.

SUPPLEMENTARY OBSERVATION ON MALE-INFANT BEHAVIORS IN TIBETAN MACAQUES AT MOUNT EMEI

CUI Qing-hua ZHAO Qi-Kun①

(*Kunming Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Kunming, Yunnan* 650223 *E-mail: zhaoqk@mail.kiz.ac.cn*)

Abstract Data on male-infant social behavior of *Macaca thibetana* were collected in a period from January to September 1997, covering the whole birth season and the early mating season. One-minute point sampling was used for male-infant caretaking (in lap + in proximity), and five-minute event sampling for male-infant-male interactions (triads). The observation resulted in: ①The infant of 4.5 − 18 weeks was caretaken by adult males for 7.9% of its time in early 20 weeks after birth (9.6% for males vs. 5.6% for females). ②The caretaking tended towards male infants, but no differences existed among the same sex of infants. ③The intensity of caretaking increased with the rank of caretakers. ④The percent of infant's caretaken time was positively related to the number of triads involved by the infant. Because the mating opportunity of males is rank-dependent, results 2 and 3 imply that sexual/kin selection was involved in the evolution of male-infant caretaking (IMC) in a fuzzy way.

Key words *Macaca thibetana*, Male-infant caretaking, Male-infant-male interactions, Kin selection, Sexual selection

①To whom correspondence should be addressed



中国动物学会第十四届会员代表大会暨学术讨论会在郑州召开

中国动物学会第十四届会员大会暨学术讨论会于1999年4月25～29日在河南郑州召开。来自全国30个省、市、自治区的416位代表（其中台湾代表1名，香港代表2名）参加了这次大会。

开幕式由郑光美副理事长主持，宋大祥理事长致开幕词，陈大元副理事长兼秘书长作了中国动物学会第十三届理事会的工作报告。河南省人民政府副省长张涛同志、河南师范大学校长谭兴戎先生、中国科学院生物局马诚先生及中国科学院动物研究所所长王祖望研究员分别在开幕式上讲话，向大会的召开表示祝贺。河南省教委、河南省科协等单位的领导也到会祝贺。宣读了中国科协发来的贺信。会议收到各兄弟学会发来贺电、贺信，祝贺大会召开、并祝贺中国动物学会65周年的生日。

学术交流分为大会特邀报告和分组报告。本次大会荣幸邀请到了动物学界知名的13位院士和教授进行了大会报告，他们分别从各自的领域对学科的发展动态、研究进展及未来的方向等进行了系统地阐述，内容涉及遗传育种、地理分布、环境污染、生物多样性保护、行为学、克隆技术的发展与应用等方面。

分组会议共分9个主题进行了交流，共有84位代表进行了分组报告，主要在以下诸方面取得了可喜的成就和明显的进展：

兽类组：濒危动物的地理分布、历史变迁及保护对策等方面有了较大的进展，如对梅花鹿、东北虎、长臂猿、白暨豚等的研究都很有特色；运用分子生物学手段进行系统学和进化研究受到了广泛的重视、对分子进化理论也有许多有益的思考；动物栖息环境的保护及恢复生态学受到了重视，尤其值得提出的是具有特别科学价值物种的址点(special scientific species interesting SSSI）的提出，给保护生物学和恢复生态学等增添了新的内容；应用新技术进行动物地理分布和行为学等的研究，如GIS及回声空位技术等也有长足的进步。

鸟类组：从报告内容上看，显示出对濒危珍稀物种的明显重视、其中鸡形目鸟类的研究仍处于比较领先的水平，如从景观、栖息地和微栖息地水平对白须长尾雉的栖息地选择和小区选择行为的研究，应用数据库和GIS技术对中国鸡类热点地区的分析等。

（下转第206页）